



森林与灌丛的灌木性状揭示不同的生活策略

曹嘉瑜¹ 刘建峰¹ 袁 泉¹ 徐德宇¹ 樊海东¹ 陈海燕¹ 谭 斌¹ 刘立斌^{1,2}
叶 铎^{1,2} 倪 健^{1,2*}

¹浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004; ²浙江金华山亚热带森林生态系统野外科学观测研究站, 浙江金华 321004

摘 要 灌木是森林和灌丛生态系统的重要组成部分, 探究森林与灌丛灌木功能性状的差异, 可揭示灌木在不同生境的适应策略。该研究以金华北山森林群落林下灌木层、低山灌丛和山顶灌丛共24个样地中的优势灌木为研究对象, 分析叶片和小枝9个功能性状在3种生境下的总体差异, 以及种间、种内变异和不同生活型的差异。结果表明: 1) 9个性状在3种不同生境下存在差异。林下灌木具有较大的叶面积和比叶面积, 较小的叶干物质含量、叶和小枝的组织密度, 低山灌丛相较于山顶灌丛具有较大的叶厚度、叶组织密度和较小的比叶面积、小枝干物质含量。2) 林下灌木的比叶面积、小枝直径、小枝组织密度和小枝干物质含量的种内种间变异系数最大, 低山灌丛的比叶面积、叶和小枝的干物质含量、叶和小枝的组织密度的种内种间变异系数最小。3) 不同生活型间, 林下常绿灌木的叶厚度、叶组织密度、叶干物质含量显著高于落叶灌木, 落叶灌木的比叶面积显著高于常绿灌木, 而山顶灌丛叶厚度和比叶面积的差异规律与林下灌木相同, 叶组织密度和叶干物质含量的差异与其相反。4) 影响灌木性状的主要因素是物种以及物种和生境的交互作用。总之, 森林群落林下灌木形成较大叶面积和比叶面积, 较小叶和小枝组织密度、叶干物质含量的性状组合, 以快速生长而适应光照较弱、竞争作用强的林下环境, 是资源获取型策略; 低山灌丛和山顶灌丛具有较大叶厚度、组织密度、干物质含量和小枝组织密度和较小叶面积、比叶面积等一系列储存养分、慢速生长的性状组合, 属于资源保守型策略。灌木植物性状的不同组合及其所反映的不同生活策略, 对亚热带地区退化植被的生态恢复具有指导意义。

关键词 灌木; 植物功能性状; 亚热带森林; 灌丛; 生境; 生活史对策

曹嘉瑜, 刘建峰, 袁泉, 徐德宇, 樊海东, 陈海燕, 谭斌, 刘立斌, 叶铎, 倪健 (2020). 森林与灌丛的灌木性状揭示不同的生活策略. 植物生态学报, 44, 715–729. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0024

Traits of shrubs in forests and bushes reveal different life strategies

CAO Jia-Yu¹, LIU Jian-Feng¹, YUAN Quan¹, XU De-Yu¹, FAN Hai-Dong¹, CHEN Hai-Yan¹, TAN Bin¹, LIU Li-Bin^{1,2}, YE Duo^{1,2}, and NI Jian^{1,2*}

¹College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China; and ²Jinhua Mountain Observation and Research Station for Subtropical Forest Ecosystems, Jinhua, Zhejiang 321004, China

Abstract

Aims Shrubs play important roles in both forest and bushland ecosystems. This study aims to identify the adaptative strategies of shrubs in different habitats by analyzing the differences in functional traits of shrubs grown in understory of forest communities and in two bushlands.

Methods Nine functional traits for leaves and twigs were measured on samples collected from the dominant shrub species in 24 plots distributed in three contrasting habitats: forest understory, low mountain bushes, and bushes on the mountaintop, in Beishan Mountain of Jinhua, Zhejiang Province. The overall differences among habitats, inter- and intra-specific variations, and differences between life forms in the functional traits of shrubs were tested by statistical analysis.

Important findings The nine plant traits differed for shrubs grown in the three habitats. The shrubs in forest understory had higher leaf area (LA) and specific leaf area (SLA), lower leaf dry-matter content (LDMC), leaf tissue density (LTD) and twig tissue density (TTD), while those in low mountain bushes had greater leaf thickness (LT) and LTD, smaller SLA and twig dry-matter content (TDMC), compared with shrubs from bushes on the

收稿日期Received: 2020-01-18 接受日期Accepted: 2020-05-21

基金项目: 国家自然科学基金(31870462)和浙江省“万人计划”(2019R52014)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31870462), and the Ten Thousand Talents Program of Zhejiang Province (2019R52014).

* 通信作者Corresponding author (nijian@zjnu.edu.cn)

mountaintop. The inter- and intra-specific variation coefficients of *SLA*, twig diameter (*TD*), *TTD*, and *TDMC* were greatest in shrubs of the forest understory, whereas the inter- and intra-specific variation coefficients of *SLA*, *LDMC*, *TDMC*, and *TTD* were smallest in shrubs of low mountain bushes. Among different life forms, the understory evergreen shrubs had significantly higher *LT*, *LTD*, and *LDMC*, and lower *SLA*, than that of deciduous shrubs. The differences in *LT* and *SLA* between evergreen and deciduous shrubs of the mountaintop bushes were the same as the understory shrubs, but the differences in *LTD* and *LDMC* were reversed. Species and its interaction with habitat are the major factors affecting the shrub traits. In short, compared to the shrubs from bushes, the understory shrubs in forest communities form a series of trait combinations with greater *LA* and *SLA*, and smaller *LTD*, *TTD* and *LDMC* for faster growth in order to adapt to the understory environment with less light and stronger competition; this is a quick investment-return (resource acquisitive) strategy. Shrubs from low mountain bushes and the mountaintop bushes are associated with a series trait combinations with greater *LT*, *LTD*, *LDMC* and *TTD*, and smaller *LA*, *SLA* for storing more nutrients and growing slower; this is a slow investment-return (resource conservative) strategy. Different combinations of shrub functional traits and their various life strategies can provide guidance to the ecological restoration of degraded vegetation in the subtropical region of China.

Key words shrub; plant functional traits; subtropical forests; shrubland; habitat; life history strategy

Cao JY, Liu JF, Yuan Q, Xu DY, Fan HD, Chen HY, Tan B, Liu LB, Ye D, Ni J (2020). Traits of shrubs in forests and bushes reveal different life strategies. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 715–729. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0024

森林与灌丛是全球分布面积广、生物量与生产力高、能够提供多种生态服务的重要生态系统。无论是森林生态系统中的林下灌木，还是灌丛生态系统中的灌木植物，其种类组成丰富，萌生能力强，分布广泛，在各生态系统中均发挥着重要或关键作用。灌木植物在群落演替与物种更新过程中必不可少，与乔木层和草本层植物共同影响森林与灌丛植被的能量流动和物质循环，改善土壤肥力，为下层生物提供栖息环境，维持生物多样性。因此，灌木不仅影响陆地生态系统的结构与功能，也为人类提供各种生态服务，是全球与区域植被的重要组成部分。

在我国的亚热带区域，常绿阔叶林作为地带性的植被类型，因其发育最为典型而成为全球常绿阔叶林的主体，且广阔的分布面积、富饶的生物资源、丰富的物种多样性和巨大的环境效益(宋永昌, 2013)，使得我国的常绿阔叶林在维持生物多样性资源、提供区域生态服务、维护国家生态安全等方面发挥着巨大作用。然而，由于对常绿阔叶林研究和认识的不足，以及亚热带区域长期和强烈的人类活动影响，造成该植被类型的乱砍滥伐，原生林几近消失，次生林严重退化，人工林分布广泛，而灌丛植被的发育相对独立，成为向常绿阔叶林演替的一个重要阶段。因此，全面恢复我国的常绿阔叶林，促进其健康可持续发展，是当前森林保护与利用的当务之急(宋永昌, 2013)。而在常绿阔叶林的生态恢

复进程中，来自演替早期的灌丛群落以及演替后期次生林下的灌木植物，将发挥巨大作用。但对该地区灌木植物的科学关注偏少，不利于基于灌木的生物学特性而推动常绿阔叶林生态恢复进程。

众所周知，植物功能性状是植物在进化过程中与环境相互作用所形成的，既响应外界环境的变化，也影响生态系统过程与功能的一系列形态、解剖、生理、化学等特性(Cornelissen *et al.*, 2003; 孟婷婷等, 2007; Violle *et al.*, 2007; 刘晓娟和马克平, 2015; Kattge *et al.*, 2020)。它不仅了解植物响应和适应环境的生态策略，把握生态系统过程和功能，从而有效开展生态系统保护和植被恢复的重要基础，同时也是预测区域和全球尺度上的环境和干扰变化对生态系统和生物多样性影响的坚实参数，在当前的生态学研究处于前沿地位(孟婷婷等, 2007; 刘晓娟和马克平, 2015)。在全球与区域尺度上，科学家探究了植物叶片、茎干和根系性状沿环境梯度的分布格局及其环境机制(Wright *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009; Diaz *et al.*, 2016; 何念鹏等, 2018)，以及植物叶片氮和磷的生态化学计量学(Tian *et al.*, 2018)和根系功能性状的生态与进化机制(Ma *et al.*, 2018)，还有众多样点水平的性状与生境及其生态对策分析。不同环境中植物功能性状的变异，以及性状权衡与组合的不同，反映植物个体及其群落获取环境资源的方式不同，因此植物采取的生活策略也存在差异。从植物功能性状的角度理解灌木植物的生活

史对策,将有助于进一步发挥灌木植物的生态作用。其中,植物叶片和小枝性状与植物获取、利用环境资源密切相关,同时具有取样简单、测定方便的优势,能直接反映植物适应环境的生活史对策,因此在植物性状研究中发挥着骨干功能(Kattge *et al.*, 2020)。

在植物功能性状研究中,人们对地带性的植被类型如森林、草原、荒漠、冻原等关注较多,而对非地带性的灌丛植被以及森林下层的灌木植物关注较少。而在现有的灌木性状研究中,大多数针对地中海气候下灌木植物的耐火与抗旱性状(Gratani & Bombelli, 2001; Pausas & Bradstock, 2007; de la Riva *et al.*, 2016; de Smedt *et al.*, 2018; Garnier *et al.*, 2019; Nielsen *et al.*, 2019),以及荒漠灌木的生活对策(Rolhauser & Pucheta, 2016),较少研究大环境梯度上林下植物的性状变异,如欧洲(Vanneste *et al.*, 2019)和北美洲(Kumordzi *et al.*, 2019)。在我国有限的灌木功能性状与环境响应研究中,有研究探讨了东部地区灌木性状的纬度格局及其驱动因素(Luo *et al.*, 2019),以及不同生境如坡向(盘远方等, 2018),海拔高度(向琳等, 2019),光照(高景等, 2015),降水梯度与植被更替(张芯毓, 2018),以及多因素交互作用(Wang *et al.*, 2014)对灌丛植物性状的影响。人们对森林植被林下灌木的性状研究也较少,涉及灌木层植物形态性状(Wang *et al.*, 2017b)与化学计量特征(杨文高等, 2019),不同演替阶段(马小丽, 2014)和林下庇荫环境(龙嘉翼等, 2018)灌木小枝与叶性状的权衡关系,以及林下灌木不同表型叶性状的差异(Wang *et al.*, 2017a)。然而,灌木性状的研究大都只单独涉及灌丛植被的灌木植物,或者林下灌木层的灌木性状,或者都涉及到二者,但所处地点不一致(Luo *et al.*, 2019),而把同一地区的林下灌木层灌木与灌丛植被的灌木功能性状进行比较研究,从而揭示其性状特征的差异,以及适应和响应环境的生活史策略的不同,尚未见报道。

本研究以浙江省金华北山亚热带常绿阔叶林地区不同森林和灌丛植被中的灌木种为研究对象,通过测定林下灌木层灌木与灌丛群落灌木的叶片与小枝的性状指标,探究两种灌木功能性状的差异及其环境影响,阐明灌木对不同生境的适应机制及其生活史对策,这有助于我们了解不同演替阶段灌木功

能性状与环境和生态系统功能的联系,更好地理解灌木在维持生物多样性、促进常绿阔叶林恢复中的作用,从而为重大国家战略发展区域——长江经济带及其周边区域常绿阔叶林的经营管理和植被恢复提供理论依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况

金华北山地处浙中金华市北郊,地理分布范围为119.48°–119.82° E, 29.15°–29.27° N,系龙门山脉的支脉,其主峰大盘山海拔1 312 m。该地属于亚热带山地季风气候,年平均气温为17.7 °C,1月平均气温5.2 °C,7月平均气温29.5 °C,极端最高气温41.5 °C,极端最低气温–9.6 °C。年降水量主要集中在3–9月,平均为1 436.8 mm;年无霜期平均为260天,年日照百分率为43%。土壤以中亚热带山地红壤和黄壤为主(高思涵等, 2018)。

金华北山在植被区划上为中亚热带北缘的常绿阔叶林区,北坡仅有次生灌丛分布,南坡的植被基带为常绿阔叶林。由于受到人为干扰,现已无原生植被,随海拔升高,植被类型由常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林向针阔混交林、落叶阔叶林、针叶林更替,在垂直分布上具有明显的交叉现象。常绿阔叶林主要分布在海拔400 m以下,以木荷(*Schima superba*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、香樟(*Cinnamomum camphora*)为主;在此范围内零星分布着以枫香树(*Liquidambar formosana*)、锥栗(*Castanea henryi*)为优势种的落叶阔叶林。常绿落叶阔叶混交林分布在海拔200–800 m之间,以木荷、茅栗(*Castanea seguinii*)为主;同时也广泛分布着针阔混交林,主要是马尾松-木荷林(*Pinus massoniana-Schima superba* forest)和枫香-马尾松林(*Liquidambar formosana-Pinus massoniana* forest)。针叶林在金华北山大面积分布,马尾松林和人工种植的杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林分布在海拔200–800 m之间,海拔800 m以上分布着黄山松(*Pinus taiwanensis*)林。在500–600 m分布着低山灌丛,主要有杜鹃(*Rhododendron simsii*)、马银花(*Rhododendron ovatum*)、窄基红褐桤(*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*)等。山顶灌丛分布在海拔1 000 m以上,优势种有杜鹃、马银花、毛柄连蕊茶(*Camellia fraterna*)、六月

雪(*Serissa japonica*)等(郭水良等, 1993)。

1.2 样地调查

在2017和2018年夏季, 在金华北山南坡选择针叶林、针阔混交林、常绿落叶阔叶混交林、常绿阔叶林、低山灌丛和山顶灌丛6种植被类型, 共设置24个固定样地(表1), 其中森林样地面积分别为30 m × 30 m, 12个阔叶林和针阔混交林均为次生林, 9个针叶林均为人工林; 1个低山灌丛样地面积为30 m × 10 m, 是阔叶林砍伐后的次生性植被; 2个山顶灌丛样地面积分别为10 m × 20 m, 为山顶处干扰相对较小的次生性植被。对所有森林和灌丛样地中胸径(DBH) ≥ 1 cm, 以及灌丛样地中DBH < 1 cm, 高度 ≥ 10 cm的木本植物挂铝牌标记, 并记录相应的种名、胸径(灌木为基径)、树高、冠幅以及相对坐标等指标。根据相对多度、相对频度和相对优势度计算灌木的重要值(樊海东等, 2019)。

1.3 植物功能性状测定

选取每个样地重要值位列前5的灌木(共20种)作为采样对象。其中, 林下灌木层灌木16种622株; 低山灌丛灌木6种59株; 山顶灌丛灌木6种76株(表1)。无论森林还是灌丛样地, 每种灌木均选择正常光照下、平均胸径(或基径)左右、长势良好、无病虫害的10株作为采样个体, 不足10株全采, 于2018年9–10月, 在每株灌木树冠外层向阳面采集当年生完全展开的成熟叶片20–30片和 small 枝3–5枝, 装入自封袋中带回实验室进行室内处理(Cornelissen *et al.*, 2003)。选择植物性状研究中常用、易于测定且能很好地反映植物对生境的响应及指示生态系统功能的9个叶片与当年生小枝性状(表2)进行测定与分析。

利用1/1 000分析天平称取叶片鲜质量, 利用便携式叶面积仪LI-3000C (LI-COR, Lincoln, USA)测量灌木单个叶片的面积。利用游标卡尺(精度0.01 mm)测量每个叶片的长度、宽度和厚度, 其中沿叶片主脉方向均匀选3个点, 测量主脉一侧约0.25 cm处厚度, 3个厚度的平均值为单片叶片的厚度。截取3段10 cm小枝称取鲜质量, 利用游标卡尺测量直径和树皮厚度, 再用排水法测定其体积。叶片和小枝样品先在烘箱中105 °C下杀青20 min, 然后在85 °C烘干72 h至恒质量, 分别称取其干质量。

植物叶片、小枝的性状指标按照以下公式(Cornelissen *et al.*, 2003)计算:

比叶面积(SLA) = 新鲜叶片面积(cm²)/叶片干质

量(g)

叶厚度(LT) = 5个叶片总厚度(mm)/5

叶干物质含量(LDMC) = 叶片干质量(mg)/鲜质量(g)

小枝干物质含量(TDMC) = 小枝干质量(mg)/鲜质量(g)

叶组织密度(LTD) = 叶干质量(g)/叶体积(cm³), 其中, 叶体积 = 叶面积 × 叶厚度

小枝组织密度(TTD) = 小枝干质量(g)/小枝体积(cm³)

1.4 数据处理

归并6种植被类型为森林、低山灌丛和山顶灌丛, 相应地, 森林灌木层和两种灌丛植被下的生境便划分为3种生境类型, 以此为基础开展灌木性状的比较分析。对各个性状求算术平均值和标准偏差, 利用变异系数(CV = 标准偏差/平均值 × 100%)指示性状的变异程度。利用独立样本 t 检验比较同一生境下不同生活型各性状的差异。利用单因素方差分析检测性状在不同生境和不同生活型下的差异, 满足方差齐性采用最小显著差异(LSD)法, 不满足则用Dunnett's T3法。以一般线性模型(GLM)检测单因子作用效应以及双因子交互作用的效应。所有统计分析在SPSS 22软件中完成, 统计显著性水平设为 $p < 0.05$, 并利用Origin 9软件绘图。

2 结果

2.1 林下灌木与灌丛灌木功能性状的差异

2.1.1 总体差异

金华北山优势灌木功能性状在森林群落林下灌木层和灌丛间差异显著(图1)。3种叶性状(LA、LTD、SLA)和1种枝性状(TDMC)在3种生境下均差异显著, 林下灌木的LDMC和TTD显著小于两种灌丛, 山顶灌丛的TD、TBT与林下灌木和低山灌丛差异显著。LA和SLA从低山灌丛到山顶灌丛到林下灌木逐渐增大, 而LTD、LDMC、TTD却相反。山顶灌丛的LT和TD最小, TDMC和TBT最大, 但林下灌木的LT和TBT小于低山灌丛灌木, TD和TDMC却相反。

2.1.2 种内、种间变异

森林群落林下灌木与灌丛灌木各性状的种内、种间变异各有不同(图2)。林下灌木的7个性状种内变异系数均为最大, 其中2种叶性状(LTD、LDMC)

表1 金华北山24个样地基本特征及优势灌木

Table1 Site characteristics and dominant shrubs for the 24 plots in Beishan Mountain of Jinhua, Zhejiang Province

样地编号 Plot No.	纬度 Latitude (° N)	经度 Longitude (° E)	海拔 Elevation (m)	植被类型 Vegetation type	群落类型 Community type	优势灌木 Dominant shrub
J1	119.64	29.21	1 078	针叶林 Coniferous forest	黄山松林 <i>Pinus taiwanensis</i> forest	杜鹃、格药铃、山榧、山胡椒 <i>Rhododendron simsii</i> , <i>Eurya muricata</i> , <i>Lindera reflexa</i> , <i>Lindera glauca</i>
J2	119.64	29.21	1 081	针叶林 Coniferous forest	黄山松林 <i>Pinus taiwanensis</i> forest	杜鹃、格药铃、山胡椒 <i>Rhododendron simsii</i> , <i>Eurya muricata</i> , <i>Lindera glauca</i>
J3	119.64	29.22	1 123	针叶林 Coniferous forest	黄山松林 <i>Pinus taiwanensis</i> forest	满山红、山胡椒 <i>Rhododendron mariesii</i> , <i>Lindera glauca</i>
J4	119.65	29.21	961	针叶林 Coniferous forest	柳杉林 <i>Cryptomeria japonica</i> forest	无 Null
J5	119.64	29.22	1 110	针叶林 Coniferous forest	柳杉林 <i>Cryptomeria</i> var. <i>sinensis</i> forest	格药铃、山胡椒 <i>Eurya muricata</i> , <i>Lindera glauca</i>
J6	119.64	29.22	1 100	针叶林 Coniferous forest	杉木林 <i>Cunninghamia lanceolata</i> forest	格药铃、紫珠 <i>Eurya muricata</i> , <i>Callicarpa bodinieri</i>
J7	119.65	29.21	956	针叶林 Coniferous forest	杉木林 <i>Cunninghamia lanceolata</i> forest	蜡莲绣球 <i>Hydrangea strigosa</i>
J8	119.64	29.21	711	针叶林 Coniferous forest	杉木林 <i>Cunninghamia lanceolata</i> forest	大青、格药铃、山胡椒、紫珠 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i> , <i>Eurya muricata</i> , <i>Lindera glauca</i> , <i>Callicarpa bodinieri</i>
J9	119.64	29.21	1 091	针叶林 Coniferous forest	杉木林 <i>Cunninghamia lanceolata</i> forest	山榧、山胡椒、杜鹃、蜡莲绣球 <i>Lindera reflexa</i> , <i>Lindera glauca</i> , <i>Rhododendron simsii</i> , <i>Hydrangea strigosa</i>
J10	119.62	29.21	498	针阔混交林 Coniferous and broad-leaved mixed forest	马尾松、枫香树林 <i>Pinus massoniana</i> , <i>Liquidambar formosana</i> forest	格药铃、山胡椒、青灰叶下珠 <i>Eurya muricata</i> , <i>Lindera glauca</i> , <i>Phyllanthus glaucus</i>
J11	119.63	29.20	567	针阔混交林 Coniferous and broad-leaved mixed forest	木荷、马尾松林 <i>Schima superba</i> , <i>Pinus massoniana</i> forest	榧木、格药铃、杜鹃、毛果珍珠花、马银花 <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Eurya muricata</i> , <i>Rhododendron simsii</i> , <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>hebecarpa</i> , <i>Rhododendron ovatum</i>
J12	119.63	29.21	658	常绿落叶阔叶混交林 Evergreen deciduous broad-leaved mixed forest	木荷、枫香树、锥栗林 <i>Schima superba</i> , <i>Liquidambar formosana</i> , <i>Castanea henryi</i> forest	格药铃、榧木、紫珠、马银花、满山红、大青 <i>Eurya muricata</i> , <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Callicarpa bodinieri</i> , <i>Rhododendron ovatum</i> , <i>Rhododendron mariesii</i> , <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>
J13	119.62	29.21	550	常绿落叶阔叶混交林 Evergreen deciduous broad-leaved mixed forest	木荷、枫香树、锥栗林 <i>Schima superba</i> , <i>Liquidambar formosana</i> , <i>Castanea henryi</i> forest	格药铃、榧木、紫珠、山胡椒 <i>Eurya muricata</i> , <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Callicarpa bodinieri</i> , <i>Lindera glauca</i>
J14	119.62	29.20	484	常绿落叶阔叶混交林 Evergreen deciduous broad-leaved mixed forest	木荷、短柄枹栎、枫香树林 <i>Schima superba</i> , <i>Quercus serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i> , <i>Liquidambar formosana</i> forest	格药铃、榧木、山胡椒、乌药、南天竹 <i>Eurya muricata</i> , <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Lindera glauca</i> , <i>Lindera aggregata</i> , <i>Nandina domestica</i>
J15	119.64	29.20	598	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	木荷林 <i>Schima superba</i> forest	马银花、格药铃、毛果珍珠花、薄叶山矾 <i>Rhododendron ovatum</i> , <i>Eurya muricata</i> , <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>hebecarpa</i> , <i>Symplocos anomala</i>
J16	119.63	29.20	561	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	木荷林 <i>Schima superba</i> forest	榧木、薄叶山矾、格药铃、窄基红褐铃、乌药 <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Symplocos anomala</i> , <i>Eurya muricata</i> , <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i> , <i>Lindera aggregata</i>
J17	119.63	29.21	644	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	木荷林 <i>Schima superba</i> forest	格药铃、榧木、马银花 <i>Eurya muricata</i> , <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Rhododendron ovatum</i>
J18	119.63	29.20	597	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	木荷林 <i>Schima superba</i> forest	榧木、格药铃、满山红 <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Eurya muricata</i> , <i>Rhododendron mariesii</i>
J19	119.63	29.20	608	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	木荷林 <i>Schima superba</i> forest	格药铃、山胡椒、榧木、紫珠、乌药 <i>Eurya muricata</i> , <i>Lindera glauca</i> , <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Callicarpa bodinieri</i> , <i>Lindera aggregata</i>
J20	119.62	29.20	520	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	木荷林 <i>Schima superba</i> forest	满山红、窄基红褐铃、榧木、乌药 <i>Rhododendron mariesii</i> , <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i> , <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Lindera aggregata</i>

表 1(续) Table 1 (continued)

样地编号 Plot No.	经纬度 Longitude (° E)	海拔 Elevation (m)	植被类型 Vegetation type	群落类型 Community type	优势灌木 Dominant shrub
J21	119.64	29.20	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	木荷林 <i>Schima superba</i> forest	格药枥、窄基红褐枥、马银花、榿木、满山红 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i> , <i>Rhododendron ovatum</i> , <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Rhododendron mariesii</i>
J22	119.65	29.21	山顶灌丛 Mountaintop bushland	山胡椒灌丛 <i>Lindera glauca</i> bushland	山胡椒、毛柄连蕊茶、杜鹃、中华绣线菊、油茶 <i>Lindera glauca</i> , <i>Camellia fraterna</i> , <i>Rhododendron simsii</i> , <i>Spiraea chinensis</i> , <i>Camellia oleifera</i>
J23	119.65	29.21	山顶灌丛 Mountaintop bushland	马银花、山胡椒、杜鹃灌丛 <i>Rhododendron ovatum</i> , <i>Lindera glauca</i> , <i>Rhododendron simsii</i> bushland	杜鹃、山胡椒、毛柄连蕊茶、格药枥 <i>Rhododendron simsii</i> , <i>Lindera glauca</i> , <i>Camellia fraterna</i> , <i>Eurya muricata</i>
J24	119.63	29.20	低山灌丛 Low mountain bushland	短柄栲栳、窄基红褐枥灌丛 <i>Quercus serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i> , <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i> bushland	窄基红褐枥、石斑木、格药枥、榿木、薄叶山矾、马银花 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i> , <i>Raphiolepis indica</i> , <i>Eurya muricata</i> , <i>Loropetalum chinense</i> , <i>Symplocos anomala</i> , <i>Rhododendron ovatum</i>

表 2 灌木主要功能性状及其反映的植物功能及生活策略
Table 2 Main functional traits of shrubs and their implications to plant functions and life strategies

性状 Trait	单位 Unit	生态系统功能 Ecosystem function
叶面积 Leaf area (<i>L_A</i>)	cm ²	反映资源获取能力, 包括对光的截取和对碳的获取, 影响植物体与外界环境气体交换、热量传输与水分平衡 Reflecting resource acquisition capability, including interception of light and acquisition of carbon and affects gas exchange, heat transfer, and water balance between the plant and the external environment
叶厚度 Leaf thickness (<i>L_T</i>)	mm	与光能利用率和光合效率密切相关, 影响叶片水分供应、存储及光合作用中物质和能量交换过程 Related to light energy utilization, mesophyll cell conductance and affects the process of material and energy exchange in leaf water supply, storage and photosynthesis
叶组织密度 Leaf tissue density (<i>L_{TD}</i>)	g·cm ⁻³	与资源获取有关, 反映植物储存水分和水分能力, 抵御外界干扰能力 Related to resource acquisition, reflecting the ability of plants to store nutrients and water, and to resist external interference
比叶面积 Specific leaf area (<i>SLA</i>)	cm ² ·g ⁻¹	反映植物碳获取策略, 生长对策和对不同生境的适应特征, 影响植物相对生长速率 Reflecting plant carbon acquisition strategies, growth strategies, and adaptation characteristics to different habitats, affecting plant relative growth rates
叶干物质含量 Leaf dry-matter content (<i>LDMC</i>)	mg·g ⁻¹	反映植物获取周围环境资源的能力 Reflects the ability of plants to obtain surrounding environmental resources
小枝直径 Twig diameter (<i>TD</i>)	mm	反映植物运输水分和营养物质能力, 影响植株机械稳定性, 光捕获效率和空间拓展能力, 进而影响植物光合能力和竞争能力 Reflecting the ability of plants to transport water and nutrients, affects plant mechanical stability, light capture efficiency and space expansion ability, and then affects plant photosynthetic capacity and competitiveness
小枝树皮厚度 Twig bark thickness (<i>TBT</i>)	mm	储存水分, 反映植物防御功能, 与抵御虫害、抗火性相关 For storage of water, reflecting plant defense functions, related to resistance to insect pests and fire resistance
小枝组织密度 Twig tissue density (<i>TTD</i>)	g·cm ⁻³	反映植物构建成本及水分养分运输能力, 具有支撑和防御功能, 与叶片功能密切相关 Reflecting plant construction costs, water and nutrient transport capacity, has support and defense functions, and is closely related to leaf functions
小枝干物质含量 Twig dry-matter content (<i>TDMC</i>)	mg·g ⁻¹	反映植物构建能力, 与植物生长速率相关, 同时反映防御能力, 指示植物可燃性 Reflecting the ability of plants to build, is related to the growth rate of plants, and also reflects the ability to defend, indicating the plant flammability

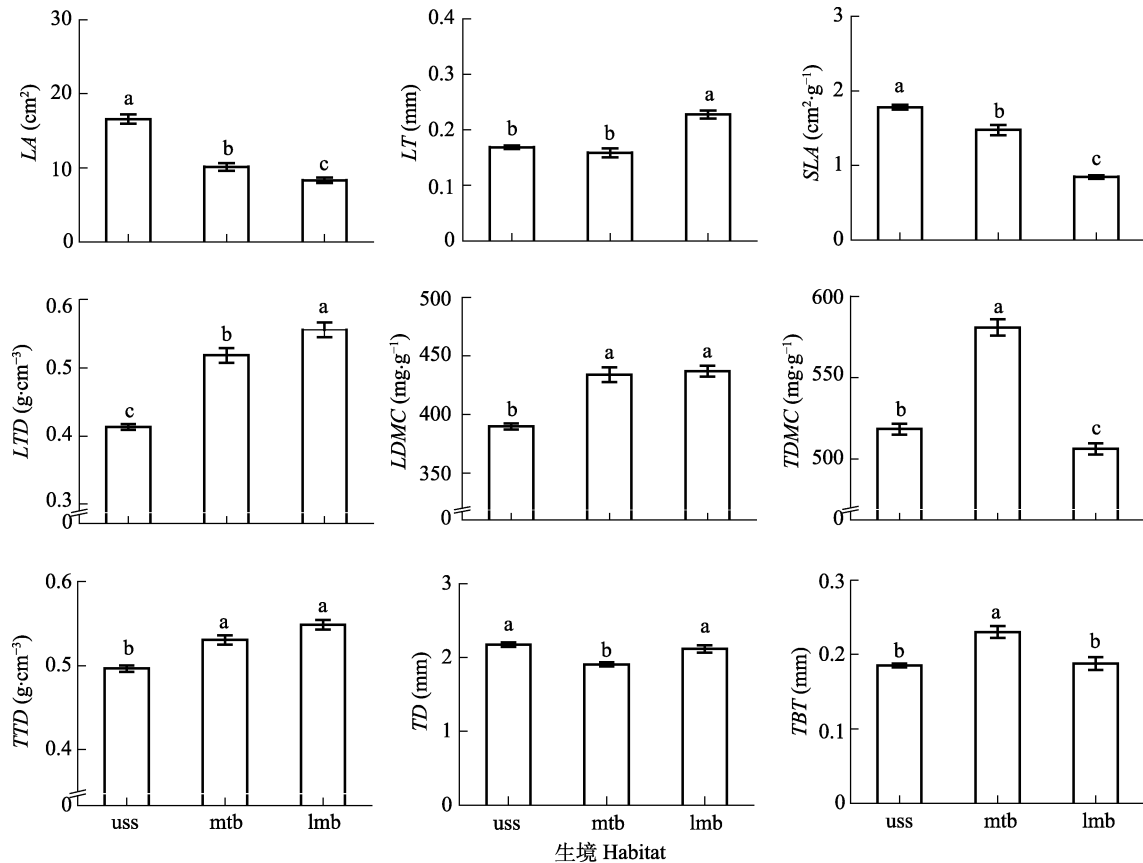


图1 金华北山3种不同生境灌木的功能性状(平均值±标准误差)。lmb, 低山灌丛; mtb, 山顶灌丛; uss, 林下灌木层。LA, 叶面积; LDMC, 叶干物质含量; LT, 叶厚度; LTD, 叶组织密度; SLA, 比叶面积; TBT, 小枝树皮厚度; TD, 小枝直径; TDMC, 小枝干物质含量; TDD, 小枝组织密度。不同小写字母代表差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Shrub functional traits (mean ± SE) for three different habitats in Beishan Mountain of Jinhua, Zhejiang Province. lmb, low mountain bushes; mtb, mountaintop bushes; uss, understory shrub layer. LA, leaf area; LDMC, leaf dry-matter content; LT, leaf thickness; LTD, leaf tissue density; SLA, specific leaf area; TBT, twig bark thickness; TD, twig diameter; TDMC, twig dry-matter content; TDD, twig tissue density. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

和2种小枝性状(TTD、TDMC)是山顶灌丛>低山灌丛, LT、SLA和TD则相反。LA和TBT则是山顶灌丛>林下灌丛>低山灌丛。

灌木枝叶性状的种间变异普遍高于种内变异。林下灌木的2种叶性状(LA、SLA)和4种小枝性状(TD、TBT、TTD、TDMC)种间变异通常最大, 尤其是LA, 而2种小枝性状(TD、TBT)是低山灌丛>山顶灌丛, 其余性状为山顶灌丛>低山灌丛。山顶灌丛的LT、LTD、LDMC种间变异最大, 其次是林下灌木, 低山灌丛最小。

2.1.3 生活型差异

不同生活型灌木的功能性状在森林群落林下灌木层和灌丛间差异显著(图1)。常绿灌木中, LTD和LDMC在3种不同生境下差异显著。LA、TD在低山灌丛和林下灌木、山顶灌丛间差异显著, LT、SLA在林下灌木和两种灌丛间差异显著, 山顶灌丛的TBT

和TDMC显著高于林下灌木和低山灌丛, 低山灌丛的TTD显著高于林下灌木。低山灌丛的LA、SLA、TBT、TDMC最小, LT、LTD、LDMC、TD、TTD最大。落叶灌木中, 山顶灌丛的2种叶性状(LTD、LDMC)和3种枝性状(TBT、TTD、TDMC)均显著高于林下灌木, 其余4种性状则是林下灌木显著高于山顶灌丛。

4种叶性状(LT、SLA、LTD、LDMC)在森林群落林下和山顶灌丛的不同生活型间均差异显著。林下常绿灌木的LTD、LDMC显著高于落叶灌木, 与山顶灌丛变化规律相反。LT和SLA在两种生境下变化规律相同, LT均为常绿灌木显著高于落叶灌木, 而SLA均为落叶灌木显著高于常绿灌木。

2.2 物种、生活型和生境对性状的影响

方差分析(表3)显示, 物种差异和物种与生境的交互作用对9个性状均有显著影响且解释度很高。如

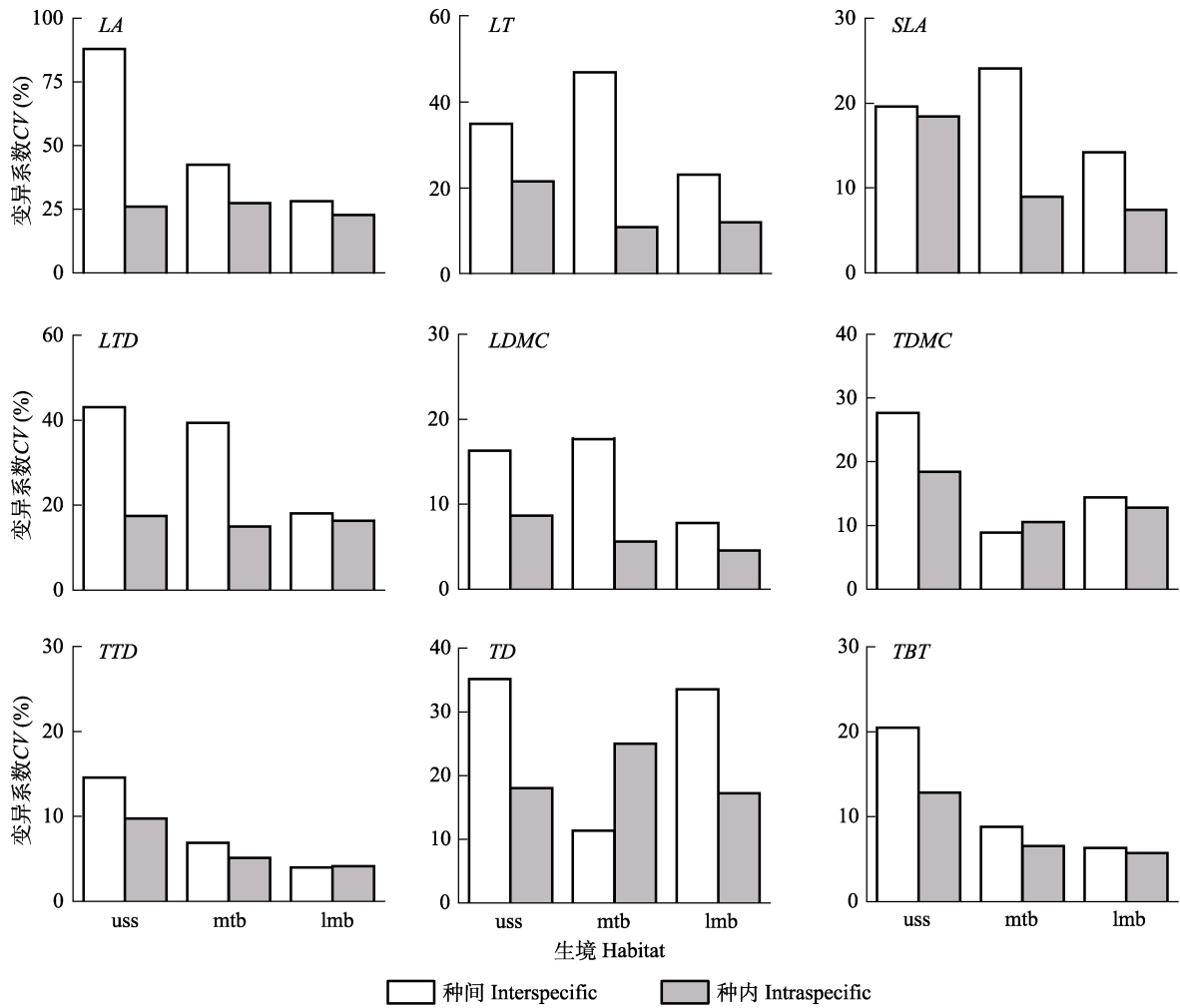


图2 金华北山3种不同生境下灌木功能性的种间和种内变异系数。lmb, 低山灌丛; mtb, 山顶灌丛; uss, 林下灌木层。LA, 叶面积; LDMC, 叶干物质含量; LT, 叶厚度; LTD, 叶组织密度; SLA, 比叶面积; TBT, 小枝树皮厚度; TD, 小枝直径; TDMC, 小枝干物质含量; TTD, 小枝组织密度。

Fig. 2 Inter- and intra-specific coefficients of variation (CV) in shrub functional traits from three different habitats in Beishan Mountain of Jinhua, Zhejiang Province. lmb, low mountain bushes; mtb, mountaintop bushes; uss, understory shrub layer. LA, leaf area; LDMC, leaf dry-matter content; LT, leaf thickness; LTD, leaf tissue density; SLA, specific leaf area; TBT, twig bark thickness; TD, twig diameter; TDMC, twig dry-matter content; TTD, twig tissue density.

表3 物种、生活型和生境对灌木性状的影响

Table 3 Effects of species, life forms and habitats on shrub functional traits

性状 Trait	物种 Species			生活型 Life form			生境 Habitat			生活型×生境 Life form × Habitat			物种×生境 Species × Habitat		
	F	Sig	R ²	F	Sig	R ²	F	Sig	R ²	F	Sig	R ²	F	Sig	R ²
叶面积 LA	145.24	***	0.79	20.51	***	0.02	16.09	***	0.03	20.13	***	0.02	0.47	***	0.78
叶厚度 LT	82.01	***	0.68	187.76	***	0.16	1.14	ns	0.00	9.19	**	0.01	3.16	**	0.69
叶组织密度 LTD	31.03	***	0.44	0.14	ns	0.00	79.49	***	0.17	15.35	***	0.02	3.83	***	0.53
比叶面积 SLA	140.51	***	0.78	290.78	***	0.17	38.24	***	0.04	1.65	ns	0.00	2.05	**	0.80
叶干物质含量 LDMC	99.58	***	0.72	0.84	ns	0.00	33.02	***	0.08	12.28	***	0.01	6.56	***	0.76
小枝直径 TD	21.82	***	0.36	11.48	**	0.01	7.16	**	0.02	12.68	***	0.01	0.76	**	0.35
小枝树皮厚度 TBT	60.72	***	0.61	0.08	ns	0.00	15.89	***	0.04	0.50	ns	0.00	6.04	***	0.65
小枝组织密度 TTD	43.07	***	0.53	3.28	ns	0.00	11.31	***	0.03	3.24	ns	0.00	3.28	***	0.53
小枝干物质含量 TDMC	39.70	***	0.51	3.23	ns	0.00	21.48	***	0.05	1.70	ns	0.00	2.46	*	0.50

***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p > 0.05$. LA, leaf area; LDMC, leaf dry-matter content; LT, leaf thickness; LTD, leaf tissue density; SLA, specific leaf area; TBT, twig bark thickness; TD, twig diameter; TDMC, twig dry-matter content; TTD, twig tissue density.

果排除物种的影响,只考虑生活型、生境以及两者的交互作用,那么不同生活型对4种性状(*LA*、*LT*、*SLA*、*TD*)有显著影响,但仅对*LT*和*SLA*解释度较高。不同生境对除*LT*以外的性状均有显著影响,对3种叶性状(*LT*、*LTD*、*LDMC*)和4种枝性状(*TD*、*TBT*、*TTD*、*TDMC*)影响最大。生活型和生境的交互作用对灌木所有性状的影响均为最小。

3 讨论

单一性状以及不同性状的组合,可以直接反映植物对环境的适应与响应,而多性状的不同组合,也可以进一步刻画植物获取和利用资源的权衡策略,从而体现不同环境中植物的生活史对策的差异(Wright *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2016)。比如某些物种具备“快速投资-收益”能力,其叶氮含量高、光合速率大、呼吸速率快和寿命短、比叶质量小,是积极的资源获取型策略;而有些物种则采用“缓慢投资-收益”的方式,其叶性状特点是寿命长、比叶质量大,含氮量、光合速率和呼吸速率都偏低,属于资源保守型策略(陈莹婷和许振柱, 2014)。这样的性状组合体现了不同植物据其功能需求而在自身性状之间进行的资源权衡配置(Funk & Cornwell, 2013; Heberling & Fridley, 2013; Westoby *et al.*, 2013),从而减少生态位重叠,维持丰富的生物多样性,增强生态系统的稳定性(刘晓娟和马克平, 2015)。金华北山的灌木植物也存在这样的资源权衡策略,从而适应不同的生境而得以存活和生长。

3.1 灌木功能性状对不同生境的响应及其生活策略差异

本文发现,20种灌木植物的9个枝叶功能性状在林下灌木层、低山灌丛与山顶灌丛这3种不同生境下均存在显著差异,林下灌木的*LA*和*SLA*均大于2种灌丛灌木,而*LTD*、*LDMC*和*TTD*均小于2种灌丛灌木,*TDMC*也远小于低山灌丛而略大于山顶灌丛灌木(图1),反映了灌木对不同生境的资源权衡策略存在差异。由于森林群落林下灌木所处环境比灌丛灌木光照较少,其叶面积与比叶面积较大,有利于林下灌木对光的捕获和吸收;较低的叶组织密度有利于CO₂在细胞间隙中移动(Gratani & Bombelli, 2001),净光合速率较高(据测定,林下灌木的净光合速率平均值为4.02 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,灌丛灌木平均值为3.74 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),从而降低光照不足对其生长的

影响,同时较好保存体内的营养(Li *et al.*, 2014; Rolhauser & Pucheta, 2016)。因此,林下灌木属于“快速投资-收益”型。另一方面,较低的叶片干物质含量、叶片厚度、叶与小枝组织密度以及树皮厚度等,体现了林下灌木快速生长和养分维护间的平衡(Chave *et al.*, 2009; 何念鹏等, 2018; Luo *et al.*, 2019)。叶片大小通常随小枝组织密度的减小而增大(Wright *et al.*, 2007),二者之间的权衡关系由植物水力学驱动,较大叶片可以吸收更多养分,因此具有较大叶片的物种可以更快地进行体积生长,并具有较低的木材密度(Chave *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2017b)。森林群落物种竞争强度大于灌丛,林下灌木在荫蔽环境下会改变其形态以促进节间伸长和减少分枝,其小枝组织密度小,虽然抗机械强度能力弱,但相对生长速率高,将更多资源供给横向枝,以获取更多光照来促进生长(Sterck *et al.*, 2006; Dlugos *et al.*, 2015; 龙嘉翼等, 2018)。因此,林下灌木形成较大*LA*、*SLA*和较小*LTD*、*LDMC*、*TTD*等功能性状组合以增强光资源获取、吸收更多养分和增大光合速率而快速生长,从而适应光照少、竞争大的林下环境,是典型的资源获取型策略。

相反,两种灌丛灌木则采取相对保守的生态策略。与林下灌木相比,较小的*LT*、*LA*和*SLA*,较大的*LTD*、*LDMC*和*TTD*,以及相对较大的山顶灌丛灌木*TDMC*、*TBT*(图1),反映了灌丛灌木倾向于以这种枝叶性状组合来抵御不良环境,从而以低生长速率换取物种的存活与发展潜势,属于“缓慢投资-收益”型。低山灌丛是森林砍伐后天然恢复起来的植被类型,环境相对恶劣,生态系统相对脆弱,灌木植物更易受环境的影响,较小的*LA*、*SLA*物种通常叶片较厚、组织密度较大,叶片将大部分物质用于构建保卫组织或增加叶肉细胞密度,从而形成厚而小的叶片(Wright *et al.*, 2004; 盘远方等, 2018),植物生长缓慢,将更多的干物质投入抵御不利环境的胁迫(de Smedt *et al.*, 2018)。也有研究发现,演替早期相对较小的叶片通常具有较高的热交换能力,在高温低湿、高光和低养分的环境下更具优势(McDonald *et al.*, 2003),也有可能将更多的养分分配给储存组织(Nielsen *et al.*, 2019)。山顶灌丛处于金华北山较高海拔的山顶位置,风力较大,气温较低,尤其是冬季有降雪和霜冻现象,其生长的灌木也形成了抵抗不良气候的生态策略。因此,两类灌丛灌木植物形

成了较大 LT 、 LTD 、 $LDMC$ 、 TTD 和较小 LA 、 SLA 等有利于储存养分,但生长缓慢的功能性状组合,以适应资源有限的演替早期恶劣环境,是典型的资源保守型策略。

而两种灌丛生境相比,低山灌丛灌木相较于山顶灌丛灌木具有较大的 LT 、 LTD 、 TD 和较小的 LA 、 SLA 、 $TDMC$ 、 TBT ,而山顶灌丛灌木则相反,尤其是 $TDMC$ 差异极其显著(图1)。这一结果反映了两种灌丛灌木虽然都采取保守型资源获取策略,但二者也存在一定差异。山顶灌丛灌木较大的 LA 、 SLA 说明其具有相对较强的资源获取能力,能够较快速生长(Rolhauser & Pucheta, 2016; 向琳等, 2019),但较大的 $TDMC$ 、 TBT 和较小的 LT 、 LTD 、 TD 却降低其生长速率,但提高其抵御外界干扰的能力以及植株的支撑能力,从而形成较强的保护组织,在生物力学上更具稳定性(杨冬梅等, 2012; 何念鹏等, 2018)。以往研究也发现,高海拔灌丛的物种具有较大的树皮厚度与木材密度(Rosell *et al.*, 2014; de Smedt *et al.*, 2018; Shah *et al.*, 2019)。山顶灌丛地处较高海拔,气候条件恶劣,但土壤营养成分含量却是最高,因此其采取积极又保守的生活策略,但保守的成分更大些,在积极与保守的权衡中得以生长。而较低海拔处的低山灌丛周边是森林植被,其环境条件相对山顶地区并不太恶劣,因此该地区的灌木植物在保守中更多采取积极的资源获取策略。当然,二者在物种组成和生活型上的差异,山顶灌丛中的落叶灌木较多,而低山灌丛都是常绿灌木,也造成性状间的不同权衡(见下讨论)。

本研究还发现,金华北山的3种生境不仅影响灌木性状本身,还影响灌木性状的种内与种间变异,林下灌木 SLA 、 TD 、 TTD 、 $TDMC$ 的种间和种内变异均大于两种灌丛灌木,而山顶灌丛灌木的 LA 、 LTD 、 $LDMC$ 、 TTD 、 $TDMC$ 的种内与种间变异均大于低山灌丛(图2)。研究表明,遗传因素(物种分类)、生境过滤和资源竞争的共同作用决定植物性状(唐青青等, 2016; 钟巧连等, 2018),生境过滤决定具有特定属性的个体能够在群落中生存并长期存活,而物种竞争又导致生态位分化,从而造成性状变异(Ackerly & Cornwell, 2007; Auger & Shipley, 2013; Siefert *et al.*, 2015; 张芯毓, 2018)。除了物种分类地位及其生活型的影响之外,环境本身的差异是造成性状种内和种间变异的主要因素(Jung *et al.*, 2010;

Lebrija-Trejos *et al.*, 2010)。本研究涉及的森林群落数量较多,所处海拔高度和生境条件差异较大,因此林下灌木所处的环境多变,灌木物种需要对不同的生境做出不同的适应性变化,由此造成性状变异大。而山顶灌丛所处环境更易受气候、地形等多种环境因子的影响,不同灌木对生境适应性也存在较大差异。同时,郁闭的林下环境的资源压力大于相对开放的灌丛环境,灌木植物对资源的竞争也会导致其性状趋于异化(Wang *et al.*, 2014; Vanneste *et al.*, 2019)。而且,大部分灌木枝叶性状的种内变异,在林下灌木层生境大于两种灌丛生境,表明环境过滤促进具有相似功能性状的物种在局域生境中共存,而种内性状变异又导致特定生境内的植物策略分化,从而减少物种竞争(Ackerly & Cornwell, 2007; Siefert *et al.*, 2015),促进群落多物种共存(Auger & Shipley, 2013; Kumordzi *et al.*, 2019)。

3.2 常绿和落叶灌木功能性状在不同生境的差异及其生活对策

从生活型看,林下灌木层的常绿灌木比落叶灌木具有较小的 LA 、 SLA 、 $TDMC$ 和 TD ,较大的 LT 、 LTD 、 $LDMC$ 和 TTD ,而山顶灌丛的常绿灌木比落叶灌木具有较小的 SLA 、 LTD 和 $LDMC$,较大的 LT ,其他性状差异不显著(图3)。通常来说,常绿比落叶植物具有低的 SLA 、低的光合速率和高的养分含量,冬季不落叶,叶片厚,组织密度大,大部分物质用于构建防御组织以抵御长时间的低温环境;而落叶灌木叶寿命短,在短时间积累光合产物满足植物生长需要,薄的叶片组织可以缩短 CO_2 扩散途径,提高光合速率(Wright *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2008; 杨冬梅等, 2012)。本研究同一生境下的研究结果与之一致,常绿灌木是资源保守型策略,落叶灌木属资源获取型策略,但这两种生境下的同一生活型灌木的生活策略又有一定的差异,山顶灌丛落叶灌木的资源获取能力更强。

而林下灌木层与两种灌丛生境相比,常绿灌木具有较大的 SLA 、较小的 LT 、 LTD 、 $LDMC$ 、 $TDMC$ 和 TTD (图3),说明灌丛生境下常绿灌木的资源保守策略更强;而林下灌木层与山顶灌丛生境相比,落叶灌木具有较大的 LA 、 LT 、 SLA 和 TD ,但较小的 LTD 、 $LDMC$ 、 $TDMC$ 、 TTD 和 TBT (图3),也进一步说明山顶灌丛生境下的落叶植物积极获取资源的能力更强。

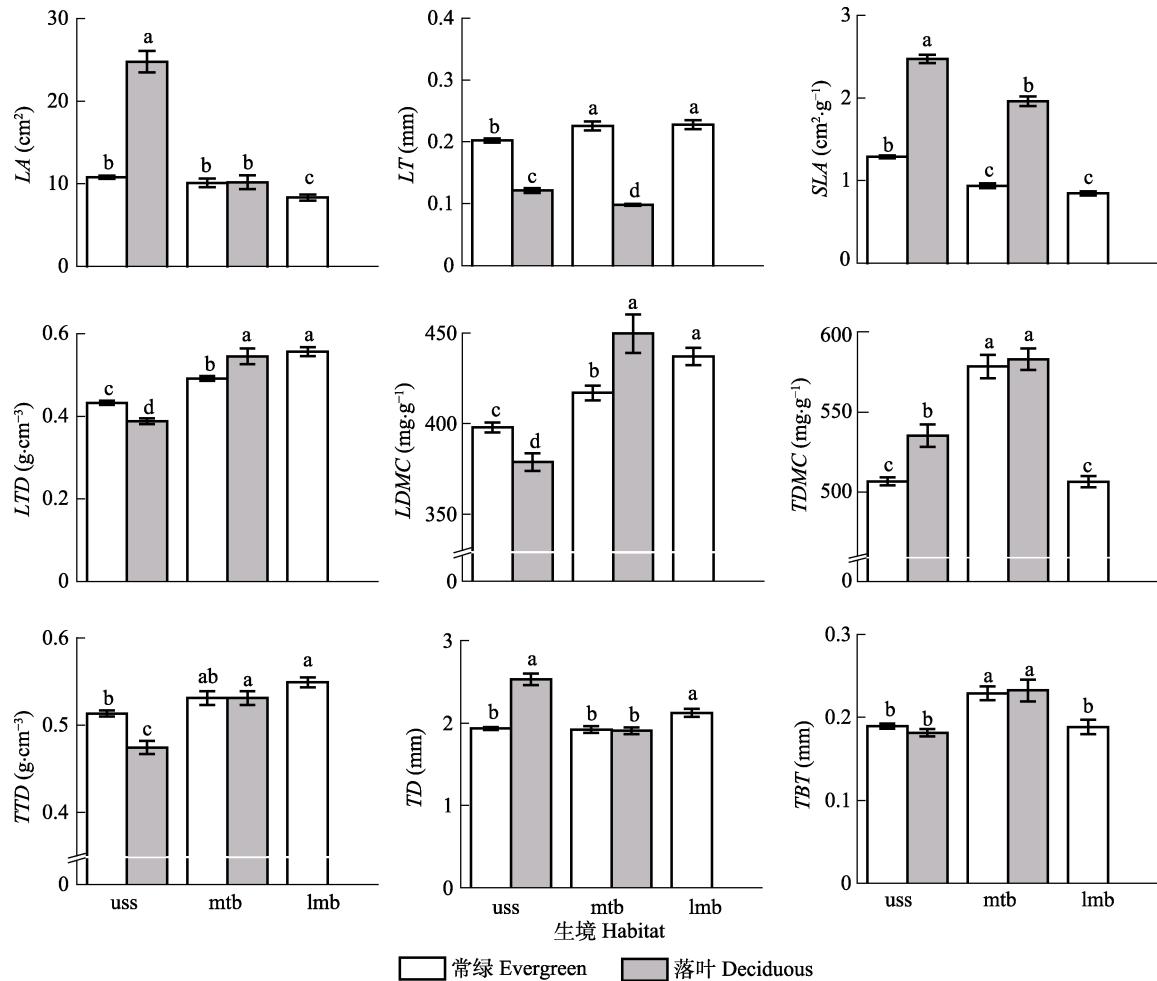


图3 金华北山3种不同生境下不同生活型灌木的功能性状(平均值 \pm 标准误差)。lmb, 低山灌丛; mtb, 山顶灌丛; uss, 林下灌木层。LA, 叶面积; LDMC, 叶干物质含量; LT, 叶厚度; LTD, 叶组织密度; SLA, 比叶面积; TBT, 小枝树皮厚度; TD, 小枝直径; TDMC, 小枝干物质含量; TTD, 小枝组织密度。不同小写字母代表差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Shrub functional traits (mean \pm SE) for different life forms from three different habitats in Beishan Mountain of Jinhua, Zhejiang Province. lmb, low mountain bushes; mtb, mountaintop bushes; uss, understory shrub layer. LA, leaf area; LDMC, leaf dry-matter content; LT, leaf thickness; LTD, leaf tissue density; SLA, specific leaf area; TBT, twig bark thickness; TD, twig diameter; TDMC, twig dry-matter content; TTD, twig tissue density. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

3.3 灌木功能性状的影响来源

金华北山优势灌木的功能性状主要受到物种、物种和生境交互作用的影响, 其次是生境的作用(表3), 主要表现在本研究的3种叶性状(LA、LTD和LDMC)和4种枝性状(TD、TBT、TTD和TDMC), 其余2种表现不明显。如前所述, 植物性状主要由物种分类地位、生境过滤和资源竞争共同影响(Jung *et al.*, 2010; Auger & Shipley, 2013; Siefert *et al.*, 2015; 唐青青等, 2016)。其中, 物种在长期的进化历史中, 采取一系列最佳功能性状组合反映它们对环境变化的响应, 从而使得物种分类地位对植物功能性状产生深远影响, 而且这种影响往往远大于环境因素(Scheepens *et al.*, 2010; 陈文等, 2016)。也就是说,

物种分类不同导致植物适应环境策略的不同, 环境和竞争进一步深化了这种策略的差异(Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Fort *et al.*, 2013), 而资源竞争也是生境分化的表现之一。因此, 影响本研究的灌木性状主要是物种和生境及其交叉作用。同一区域内的不同物种共存反映出多种生活策略的稳定组合, 而植物在不同环境下的性状变化也可以降低环境的干扰, 从而促进物种共存, 维持生态系统功能的稳定性(Wang *et al.*, 2017b; 钟巧连等, 2018; Luo *et al.*, 2019)。

4 结论

亚热带常绿阔叶林区域森林群落灌木层灌木与

灌丛群落灌木的9种枝叶功能性状研究发现,不同生境条件对灌木性状及其在生活型和种间、种内的变异均产生了重要影响。林下灌木采取资源获取型策略,在枝叶器官发育形成了较大 LA 、 SLA 和较小 LTD 、 TTD 、 $LDMC$ 等一系列增强光照和快速生长的功能性状组合,从而提高其对光照较少、竞争作用强的林下环境的选择优势。低山灌丛和山顶灌丛灌木采取资源保守型策略,在枝叶器官发育形成了较大 LT 、 LTD 、 $LDMC$ 、 TTD 和较小 LA 、 SLA 等一系列用于养分储存,且生长缓慢的功能性状组合,以适应资源有限演替早期环境的变化。灌木植物性状的不同组合及其所反映的不同生活策略,可以为亚热带地区退化植被的恢复提供指导。作为退化植被演替早期的物种,灌木首先采取资源保守型策略维持生长,随着演替进展,如果后期有乔木树种进入灌丛群落而改变生境条件,则可以采取资源获取型策略而促进植被快速生长与恢复。

致谢 感谢浙江师范大学重点建设项目(2017PT009和2017XM023)的资助。感谢浙江师范大学韩文娟、葛焕杰、周李奕在野外调查中的帮助以及毛锦悦、林章阳、严鲁瑶、陈裴裴、吴雁南在室内样品实验中的协助,感谢浙江师范大学陈建华教授指导植物鉴定。

参考文献

- Ackerly DD, Cornwell WK (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10, 135–145.
- Auger S, Shipley B (2013). Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 24, 419–428.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351–366.
- Chen W, Wang JH, Ma RJ, Qi W, Liu K, Zhang LN, Chen XL (2016). Variance in leaf functional traits of 89 species from the eastern Guangdong of China. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 2101–2109. [陈文, 王桔红, 马瑞君, 齐威, 刘坤, 张丽娜, 陈学林 (2016). 粤东89种常见植物叶功能性状变异特征. 生态学报, 35, 2101–2109.]
- Chen YT, Xu ZZ (2014). Review on research of leaf economics spectrum. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1135–1153. [陈莹婷, 许振柱 (2014). 植物叶经济谱的

- 研究进展. 植物生态学报, 38, 1135–1153.]
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- de la Riva EG, Tosto A, Pérez-Ramos IM, Navarro-Fernández CM, Olmo M, Anten NPR, Marañón T, Villar R (2016). A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: Is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science*, 27, 187–199.
- de Smedt P, Ottaviani G, Wardell-Johnson G, Šýkora KV, Mucina L (2018). Habitat heterogeneity promotes intraspecific trait variability of shrub species in Australian granite inselbergs. *Folia Geobotanica*, 53, 133–145.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, Garnier E, Bönsch G, Westoby M, Poorter H, Reich PB, Moles AT, Dickie J, Gillison AN, Zanne AE, Chave J, Joseph Wright S, Sheremet'ev SN, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig JS, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha MD, Gorné LD (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167–171.
- Dlugos DM, Collins H, Bartelme EM, Drenovsky RE (2015). The non-native plant *Rosa multiflora* expresses shade avoidance traits under low light availability. *American Journal of Botany*, 102, 1323–1331.
- Fan HD, Chen HY, Wu YN, Liu JF, Xu DY, Cao JY, Yuan Q, Tan B, Liu XT, Xu J, Wang GM, Han WJ, Liu LB, Ni J (2019). Community characteristics of main vegetation types on the southern slope of Beishan Mountain in Jinhua, Zhejiang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 921–928. [樊海东, 陈海燕, 吴雁南, 刘建峰, 徐德宇, 曹嘉瑜, 袁泉, 谭斌, 刘晓彤, 徐佳, 王国敏, 韩文娟, 刘立斌, 倪健 (2019). 金华北山南坡主要植被类型的群落特征. 植物生态学报, 43, 921–928.]
- Fort F, Jouany C, Cruz P (2013). Root and leaf functional trait relations in *Poaceae* species: implications of differing resource-acquisition strategies. *Journal of Plant Ecology*, 6, 211–219.
- Funk JL, Cornwell WK (2013). Leaf traits within communities: context may affect the mapping of traits to function. *Ecology*, 94, 1893–1897.
- Gao J, Xu B, Wang JN, Zhou HY, Wang YX, Wu Y (2015). Correlations among leaf traits of typical shrubs and their responses to different light environments in shrub-grassland of southern China. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 2424–2431. [高景, 徐波, 王金牛, 周海燕, 王彦星, 吴彦 (2015). 南方灌草丛典型灌木不同叶片性

- 状的相关性及其对不同光环境的响应. *生态学杂志*, 34, 2424–2431.]
- Gao SH, Ge YX, Zhou LY, Zhu BL, Ge XY, Li K, Ni J (2018). What is the optimal number of leaves when measuring leaf area of tree species in a forest community? *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 917–925. [高思涵, 葛珏希, 周李奕, 朱宝琳, 葛星宇, 李凯, 倪健 (2018). 测定森林树木叶面积的最适叶片数是多少? *植物生态学报*, 42, 917–925.]
- Garnier E, Vile D, Roumet C, Lavorel S, Grigulis K, Navas M-L, Lloret F (2019). Inter- and intra-specific trait shifts among sites differing in drought conditions at the north western edge of the Mediterranean Region. *Flora*, 254, 147–160.
- Gratani L, Bombelli A (2001). Differences in leaf traits among Mediterranean broad-leaved evergreen shrubs. *Annales Botanici Fennici*, 38, 15–24.
- Guo SL, Liu P, Chen G, Lu X (1993). Observations on the vegetation of Mount Bei of Jinhua in Zhejiang Province. *Journal of Zhejiang Normal University (Nature Sciences)*, 16, 59–67. [郭水良, 刘鹏, 陈刚, 卢晓 (1993). 浙江金华北山植物区系及植被. *浙江师范大学学报(自然科学版)*, 16, 59–67.]
- He NP, Liu CC, Zhang JH, Xu L, Yu GR (2018). Perspectives and challenges in plant traits: from organs to communities. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 6787–6796. [何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 徐丽, 于贵瑞 (2018). 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落. *生态学报*, 38, 6787–6796.]
- Heberling JM, Fridley JD (2013). Resource-use strategies of native and invasive plants in Eastern North American forests. *New Phytologist*, 200, 523–533.
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134–1140.
- Kattge J, Bönsch G, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Wirth C (2020). TRY plant trait database-enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26, 119–188.
- Kumordzi BB, Aubin I, Cardou F, Shipley B, Violle C, Johnstone J, Anand M, Arsenault A, Bell FW, Bergeron Y, Boulangeat I, Brousseau M, De Grandpré L, Delagrè S, Fenton NJ, Gravel D, Ellen Macdonald S, Hamel B, Higelin M, Hébert F, Isabel N, Mallik A, McIntosh ACS, McLaren JR, Messier C, Morris D, Thiffault N, Tremblay J-P, Munson AD (2019). Geographic scale and disturbance influence intraspecific trait variability in leaves and roots of North American understorey plants. *Functional Ecology*, 33, 1771–1784.
- Lebrija-Trejos E, Pérez-García EA, Meave JA, Bongers F, Poorter L (2010). Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91, 386–398.
- Li GY, Yang DM, Sun SC (2008). Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude. *Functional Ecology*, 22, 557–564.
- Li L, Li XY, Xu XW, Lin LS, Zeng FJ, Chen FL (2014). Assimilative branches and leaves of the desert plant *Alhagi sparsifolia* Shap. possesses a different adaptation mechanism to shade. *Plant Physiology and Biochemistry*, 74, 239–245.
- Liu XJ, Ma KP (2015). Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 45, 325–339. [刘晓娟, 马克平 (2015). 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 45, 325–339.]
- Long JY, Zhao YM, Kong XQ, Chen ZY, Wang XS, Zhao K, Cao R, Huang LS, Lü J, Cui Y, Yu YL, Xu CY (2018). Trade-offs between twig and leaf traits of ornamental shrubs grown in shade. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 8022–8030. [龙嘉翼, 赵宇萌, 孔祥琦, 陈治羊, 王秀松, 赵凯, 曹然, 黄丽莎, 吕娇, 崔义, 余玉磊, 徐程扬 (2018). 观赏灌木小枝和叶性状在林下庇荫环境中的权衡关系. *生态学报*, 38, 8022–8030.]
- Luo YK, Hu HF, Zhao MY, Li H, Liu SS, Fang JY (2019). Latitudinal pattern and the driving factors of leaf functional traits in 185 shrub species across eastern China. *Journal of Plant Ecology*, 12, 67–77.
- Ma XL (2014). *A Study on Twig and Leaf Traits of the Shrub Species in Secondary Forest Succession Process*. Master degree dissertation, Northwest Normal University, Lanzhou. [马小丽 (2014). 次生林演替过程中灌木物种小枝与叶性状研究. 硕士学位论文, 西北师范大学, 兰州.]
- Ma Z, Guo D, Xu X, Lu M, Bardgett RD, Eissenstat DM, Luke McCormack M, Hedin LO (2018). Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 555, 94–97.
- McDonald PG, Fonseca CR, Overton JMcC, Westoby M (2003). Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: Is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology*, 17, 50–57.
- Meng TT, Ni J, Wang GH (2007). Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 150–165. [孟婷婷, 倪健, 王国宏 (2007). 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. *植物生态学报*, 31, 150–165.]
- Nielsen RL, James JJ, Drenovsky RE (2019). Functional traits explain variation in chaparral shrub sensitivity to altered water and nutrient availability. *Frontiers in Plant Science*, 10, 505. DOI: 10.3389/fpls.2019.00505.
- Pan YF, Chen XB, Jiang Y, Liang SC, Lu ZR, Huang YX, Ni MY, Qin CL, Liu RH (2018). Changes in leaf functional traits and soil environmental factors in response to slope gradient in karst hills of Guilin. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 1581–1589. [盘远方, 陈兴彬, 姜勇, 梁士楚, 陆志任,

- 黄宇欣, 倪鸣源, 覃彩丽, 刘润红 (2018). 桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤因子对坡向的响应. *生态学报*, 38, 1581–1589.]
- Pausas JG, Bradstock RA (2007). Fire persistence traits of plants along a productivity and disturbance gradient in mediterranean shrublands of south-east Australia. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 330–340.
- Rolhauser AG, Pucheta E (2016). Annual plant functional traits explain shrub facilitation in a desert community. *Journal of Vegetation Science*, 27, 60–68.
- Rosell JA, Gleason S, Méndez-Alonzo R, Chang Y, Westoby M (2014). Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist*, 201, 486–497.
- Scheepens JF, Frei ES, Stöcklin J (2010). Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes. *Oecologia*, 164, 141–150.
- Shah S, Shrestha KK, Scheidegger C (2019). Variation in plant functional traits along altitudinal gradient and land use types in Sagarmatha National Park and buffer zone, Nepal. *American Journal of Plant Sciences*, 10, 595–614.
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso MV, Dantas V, de Bello F, Duarte LDS, Fonseca CR, Freschet GT, Gaucherand S, Gross Nicolas, Hikosaka K, Jackson B, Jung V, Kamiyama C, Katabuchi M, Kembel SW, Kichenin E, Kraft NJB, Lagerström A, Bagousse-Pinguet YL, Li Y, Mason N, Messier J, Nakashizuka T, Overton J, Peltzer DA, Pérez - Ramos IM, Pillar VD, Prentice HC, Richardson S, Sasaki T, Schamp BS, Schöb C, Shipley B, Sundqvist M, Sykes MT, Vandewalle M, Wardle DA (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18, 1406–1419.
- Song YC (2013). *China Evergreen Broad-leaved Forest: Classification, Ecology, Conservation*. Science Press, Beijing. 12–13. [宋永昌 (2013). 中国常绿阔叶林: 分类·生态·保育. 科学出版社, 北京. 12–13.]
- Sterck FJ, van Gelder HA, Poorter L (2006). Mechanical branch constraints contribute to life-history variation across tree species in a Bolivian forest. *Journal of Ecology*, 94, 1192–1200.
- Tang QQ, Huang YT, Ding Y, Zang RG (2016). Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests. *Biodiversity Science*, 24, 262–270. [唐青青, 黄永涛, 丁易, 臧润国 (2016). 亚热带常绿落叶阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异. 生物多样性, 24, 262–270.]
- Tian D, Yan ZB, Niklas KJ, Han WX, Kattge J, Reich PB, Luo YK, Chen YH, Tang ZY, Hu HF, Wright IJ, Schmid B, Fang JY (2018). Global leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry and their scaling exponent. *National Science Review*, 5, 728–739.
- Vanneste T, Valdés A, Verheyen K, Perring MP, Bernhardt-Römermann M, Andrieu E, Brunet J, Cousins SAO, Deconchat M, de Smedt P, Diekmann M, Ehrmann S, Heinken T, Hermy M, Kolb A, Lenoir J, Liira J, Naaf T, Paal T, Wulf M, Decocq G, de Frenne P (2019). Functional trait variation of forest understorey plant communities across Europe. *Basic and Applied Ecology*, 34, 02356900. DOI: 10.1016/j.baaec.2018.09.004.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Wang CY, Xiao HG, Liu J, Zhou JW (2017a). Differences in leaf functional traits between red and green leaves of two evergreen shrubs *Photinia* × *fraseri* and *Osmanthus fragrans*. *Journal of Forestry Research*, 28, 473–479.
- Wang M, Wan PC, Guo JC, Xu JS, Chai YF, Yue M (2017b). Relationships among leaf, stem and root traits of the dominant shrubs from four vegetation zones in Shaanxi Province, China. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 63, 25–32.
- Wang Y, Wang J, Lai L, Jiang L, Zhuang P, Zhang L, Zheng Y, Baskin JM, Baskin CC (2014). Geographic variation in seed traits within and among forty-two species of *Rhododendron* (Ericaceae) on the Tibetan Plateau: relationships with altitude, habitat, plant height, and phylogeny. *Ecology and Evolution*, 4, 1913–1923.
- Westoby M, Reich PB, Wright IJ (2013). Understanding ecological variation across species: area-based vs mass-based expression of leaf traits. *New Phytologist*, 199, 322–323.
- Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, Harms KE, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Paz H, Pitman NCA, Poorter L, Silman MR, Vriesendorp CF, Webb CO, Westoby M, Wright SJ (2007). Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany*, 99, 1003–1015.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M-L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Xiang L, Chen FQ, Geng MY, Wang YB, Lü K, Yang SL (2019). Response of leaf functional traits of shrubs to altitude in *Rhododendron latoucheae* communities in Mt.

- Jinggangshan, Jiangxi, China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 27, 129–138. [向琳, 陈芳清, 耿梦娅, 王玉兵, 吕坤, 杨世林 (2019). 井冈山鹿角杜鹃群落灌木层植物叶功能性状对海拔梯度的响应. 热带亚热带植物学报, 27, 129–138.]
- Yang DM, Zhang JJ, Zhou D, Qian MJ, Zheng Y, Jin LM (2012). Leaf and twig functional traits of woody plants and their relationships with environmental change: a review. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 702–713. [杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 钱敏杰, 郑瑶, 金灵妙 (2012). 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展. 生态学杂志, 31, 702–713.]
- Yang WG, Zi HB, Chen KY, Ade LJ, Hu L, Wang X, Wang GX, Wang CT (2019). Ecological stoichiometric characteristics of shrubs and soils in different forest types in Qinghai, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 352–364. [杨文高, 字洪标, 陈科宇, 阿的鲁骥, 胡雷, 王鑫, 王根绪, 王长庭 (2019). 青海森林生态系统中灌木层和土壤生态化学计量特征. 植物生态学报, 43, 352–364.]
- Zhang XY (2018). *Plant Functional Traits of Terperate Shrubs in Inner Mongolia*. Master degree dissertation, Inner Mongolia University, Hohhot. [张芯毓 (2018). 内蒙古温带灌木的植物功能性状研究. 硕士学位论文, 内蒙古大学, 呼和浩特.]
- Zhong QL, Liu LB, Xu X, Yang Y, Guo YM, Xu HY, Cai XL, Ni J (2018). Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a karst forest of central Guizhou Province, southwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 562–572. [钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 杨勇, 郭银明, 许海洋, 蔡先立, 倪健 (2018). 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略. 植物生态学报, 42, 562–572.]

特邀编委: 何念鹏 编辑: 赵 航